

Neural dynamics of visual selection

Citation for published version (APA):

van Aalderen-Smeets, S. I. (2007). *Neural dynamics of visual selection*. [Doctoral Thesis, Maastricht University]. Print Partners Ipskamp. <https://doi.org/10.26481/dis.20070504sa>

Document status and date:

Published: 01/01/2007

DOI:

[10.26481/dis.20070504sa](https://doi.org/10.26481/dis.20070504sa)

Document Version:

Publisher's PDF, also known as Version of record

Please check the document version of this publication:

- A submitted manuscript is the version of the article upon submission and before peer-review. There can be important differences between the submitted version and the official published version of record. People interested in the research are advised to contact the author for the final version of the publication, or visit the DOI to the publisher's website.
- The final author version and the galley proof are versions of the publication after peer review.
- The final published version features the final layout of the paper including the volume, issue and page numbers.

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

If the publication is distributed under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license above, please follow below link for the End User Agreement:

www.umlib.nl/taverne-license

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at:

repository@maastrichtuniversity.nl

providing details and we will investigate your claim.

Summary

This doctoral thesis investigates how a change in perception, brought about by task demand (visual masking) and behavioral modulation (attention) manifests itself in the neural dynamics of visual processing. Different approaches to investigate this theme are taken in the studies described in this thesis. The study in chapter 2 investigates how our visual awareness or conscious perception is modulated by the timing and spatial characteristics of visual input. It uses MEG (magnetoencephalography) to measure a change in brain response to masked or unmasked visual stimuli. Early components of visual evoked potentials (VEP) in EEG seem to be unaffected by target visibility in visual masking studies. Bridgeman's reanalysis of Jeffreys and Musselwhite's (1986) data suggests that a later visual component in the VEP, around 250 ms reflects the perceptual effect of masking. We challenge this view on the ground that temporal interactions between targets and masks unrelated to stimulus visibility could account for Bridgeman's observation of a U-shaped time course in VEP amplitudes for this later component. In an MEG experiment of metacontrast masking with variable stimulus onset asynchrony, we introduce a proper control, a pseudo mask. In contrast to an effective mask, the pseudomask should produce neither behavioral masking nor amplitude modulations of late VEPs. Our results show that effective masks produced a strong U-shaped perceptual effect of target visibility while performance remained virtually perfect when a pseudomask was used. The visual components around 250 ms after target onset did not show a distinction between mask and pseudomask conditions. The results indicate that these visual evoked potentials do not reveal neurophysiological correlates of stimulus visibility but rather reflect dynamic interactions between superimposed potentials elicited by stimuli in close temporal proximity.

However, we observed a postperceptual component around 340 ms after target onset, located over temporal-parietal cortex, which shows a clear effect of visibility. Based on P300 ERP literature, this finding could indicate that working memory related processes contribute to metacontrast masking.

The studies in chapters 3 to 5 focus on the effect of visual attention on perception and brain dynamics. Our visual world is so complex that our brain cannot process all visual information that enters the visual system simultaneously. Chapter 3 investigates how objects which are organized in a hierarchical manner are processed. Studies using hierarchical letter stimuli (a large letter composed

of smaller letters) suggest that processing of a visual scene is global to local, a phenomenon known as the global precedence effect. Elaborating on this global-to-local hypothesis we tested whether global interference will increase with increasing level of globality. For this, we used triple level hierarchical letter stimuli with a global, middle, and local level. When attending to the local level of the stimulus only the middle level showed an interference effect whereas the global level did not interfere at all. We argue that considering the perceptual and attentional contributions to this effect the hypothesis of global-to-local processing of a visual scene may only hold within a limited spatial attentional window.

In the brain, attentional processing has been related to the modulation of activation in brain areas corresponding to the attended spatial location. The attentional modulation however may hold not only for the spatial organization of visual brain areas, but also for the receptive field size properties of our visual system. Neurons in higher visual areas have large receptive fields usually spanning much of the central visual field. This may lead to processing problems when multiple stimuli fall within a single receptive field. Previous single cell studies in monkeys have suggested that multiple stimuli compete for neural representation and that attentional processes can bias this competition in favor of the attended stimulus. The consequence of this biased competition model of selective attention is that attentional effects are dependent on the relation between stimulus size and receptive field size, i.e. visual area. Visual attention enhances activation in different brain areas depending on the spatial scale of the relevant information, but the link of attended spatial scale to receptive field size has not been established. The study in chapter 4 demonstrates that attention to large or small objects in a visual scene increases activation specifically in brain regions with correspondingly large or small receptive field sizes, as measured independently by functional Magnetic Resonance Imaging in humans. Our results are in line with measurements of receptive fields and functional architecture of visual cortex in monkeys. Also, we confirm predictions of models of selective attention, which state that attentional modulation of visual processing critically depends on the receptive field size of neurons across the visual cortex. We conclude that selective visual attention modulates brain areas with specific neuronal receptive field size properties that are most suitable for the task at hand. This adds to the previously described spatially specific attentional effects and further enhances our understanding of visual attention.

The evidence for the biased competition model of selective attention has come mainly from single cell studies in animals. Studies of the human visual cortex show results that could be taken as support for this mechanism, but none of these studies have provided direct evidence of biased competition in human visual cortex. In this MEG study we used frequency tagging for four simultaneously presented stimuli to be able to separate the responses to each individual stimulus. In this way we can

assess the effect of attention on the competition between two stimuli assumed to be presented in the same receptive field. Our results show that attention to a target stimulus increases the response to this stimulus compared to when attention was directed away. Moreover, when directing attention to a nearby distracter stimulus presented in assumingly the same receptive field, the response to the target was decreased compared to when attention was directed away. This indicates that attention biases the competition by influencing the output of each competing stimulus and thereby determines which of the outputs dominates the subsequent response. We conclude that these findings are the first ones to show direct evidence of biased competition in human visual cortex.

Nederlandse samenvatting |

Neurale dynamiek van visuele selectie

Veel mensen gaan er van uit dat wat we zien daadwerkelijk bestaat. Vandaar het gezegde: "eerst zien en dan geloven". Maar dit is niet helemaal waar. Visuele perceptie is geen camera die de buitenwereld passief registreert maar is een actief hersenproces dat de beelden die wij waarnemen creëert. Tijdens dat proces worden bepaalde aspecten van de visuele input benadrukt of juist weggelaten. Door deze actieve constructie van onze waarneming kunnen we omgaan met de overvloed aan visuele informatie in ons dagelijks leven. Dit proces zorgt er bijvoorbeeld voor dat we niet denken dat iemand groeit als het beeld op ons netvlies van die persoon groter wordt. We weten en zien dat die persoon naar ons toe loopt en dichterbij komt. Onze hersenen integreren de visuele input met informatie uit de omgeving en uit het lange termijn geheugen. Hoe de hersenen omgaan met visuele informatie en hoe de verwerking van die informatie verloopt, is het onderwerp van dit proefschrift. De centrale vraag is hoe een verandering in waarneming, veroorzaakt door een gedragstaak (visuele maskering) of door een gedragsverandering (aandachtsverandering), zich terug laat zien in de neurale dynamiek van visuele verwerking in de hersenen.

Hoofdstuk 2 onderzoekt een fenomeen dat voortkomt uit dit actieve verwerkingsproces van visuele informatie. Dit fenomeen is visuele maskering en refereert naar de afnemende zichtbaarheid van een doelwit stimulus wanneer er een tweede stimulus wordt aangeboden die zich in tijd en ruimte dicht in de buurt van het doelwit bevindt. Eerder onderzoek heeft duidelijk gemaakt dat ondanks dat de doelwit stimulus niet zichtbaar is, deze wel in staat is om later gedrag te beïnvloeden. Dit impliceert dat de onzichtbare stimulus wel verwerkt wordt. Het is nog onduidelijk hoe de twee stimuli elkaar beïnvloeden zodat de zichtbaarheid van het doelwit afneemt. Wij gebruiken MEG om de verandering in hersenactiviteit te meten als de doelwit stimulus onzichtbaar is in vergelijking met als deze wel zichtbaar is. Vroege componenten van visueel opgeroepen potentialen (VEP) gemeten met EEG lijken niet anders te zijn met meer of mindere zichtbaarheid van het doelwit. Bridgeman suggereert, gebaseerd op data van Jeffreys and Musselwhite (1986), dat een later visuele component in het VEP, rond de 250 ms, de zichtbaarheid van het doelwit reflecteert. Wij plaatsen vraagtekens bij deze conclusie. Temporele interacties tussen de doelwit stimulus en de maskerende stimulus, die niet gerelateerd zijn aan de zichtbaarheid van de stimulus, kunnen ook het effect verklaren wat Bridgeman heeft gevonden. Dit effect is een U-

vormig verloop van de VEP amplitude in de tijd van dit latere component. Wij introduceren een passende controle stimulus in een MEG experiment aangaande metacontrast maskering met variabele stimulus aanvang asynchronie, namelijk een pseudo-maskeringstimulus. Deze pseudo stimulus zal, in contrast met de effectieve maskeringstimulus, geen effect hebben op de zichtbaarheid van de doelwit stimulus of op de amplitude van het MEG signaal. De resultaten laten zien dat de effectieve maskeringstimulus een sterk U-vormig waarnemingseffect heeft op de zichtbaarheid van de doelwit stimulus, terwijl de pseudo stimulus daar geen enkel effect op heeft. De late VEP component, rond de 250 ms na stimulus aanvang, laat geen verschil zien tussen de effectieve en pseudo maskeringstimulus condities. Dit resultaat impliceert dat dit VEP geen neurofysiologisch correlaat is van de zichtbaarheid van de stimulus, maar dat dit VEP de dynamische temporele interacties tussen het doelwit en de maskeringstimulus reflecteert. Echter, we hebben een post-perceptuele component gevonden, rond de 340 ms na doelwit aanvang en gelokaliseerd in de temporele-parietale hersenkwab, dat een duidelijk effect laat zien van de zichtbaarheid van het doelwit. Gebaseerd op P300 literatuur zou deze bevinding kunnen impliceren dat er werkgeheugen processen ten grondslag liggen aan het fenomeen van visuele maskering.

Onze bewuste waarneming wordt niet alleen anders door veranderende karakteristieken van de visuele input verandert, maar ook door selectieve aandachtsprocessen. Onze visuele wereld is zo vol met objecten en informatie dat we niet alle informatie kunnen verwerken. Selectieve aandacht is het mechanisme dat delen van de input selecteert voor bewuste verwerking. De studies in hoofdstuk 3 tot en met 5 richten zich op het effect dat selectieve aandacht heeft op visuele waarneming en hersendynamiek. Een belangrijk onderwerp binnen aandachtsonderzoek is de allocatie (toekenning) van aandacht aan de structuur van het visuele veld en de delen waaruit deze bestaat. Onze visuele wereld is hiërarchisch georganiseerd, vergelijkbaar met de metafoor van de bomen en het bos (Navon, 1977). De perceptuele relatie tussen het globale niveau van een object (het bos) en het lokale niveau van een object (de bomen) werpt de vraag op wat eerst komt: de verwerking van het globale niveau of de verwerking van het lokale niveau waarbij de afzonderlijke delen later worden samengevoegd tot het globale niveau. Hoofdstuk 3 onderzoekt hoe objecten die uit meerdere niveaus bestaan verwerkt worden. Studies die hiërarchische letter objecten gebruiken (een grote letter die uit kleinere letters bestaat) suggereren dat eerst het globale niveau verwerkt wordt en daarna pas het lokale niveau, een fenomeen dat het globale voorrangseffect genoemd wordt. Verdergaand op deze globaal-naar-lokaal hypothese testen wij of het globale voorrangseffect groter wordt met een groter niveau van globaliteit. Hiervoor gebruikten wij een 3-laags hiërarchische letter stimulus die uit een globaal, een midden en een lokaal niveau bestaat. Wanneer aandacht op het lokale

niveau gericht wordt zorgt alleen het midden niveau voor een interferentie effect terwijl het globale niveau geen enkele interferentie laat zien. Wij pleiten dat de globaal-naar-lokaal verwerking van een visuele scène alleen plaatsvindt binnen een beperkt spatueel aandachtsgebied.

Zoals eerder gezegd is onze visuele wereld volgestopt met informatie. Daarom focussen we normaal op een beperkt deel van de visuele wereld door hier onze aandacht op te richten. In de hersenen is dit focussen gerelateerd aan de modulatie van activiteit in die hersengebieden die corresponderen met het gebied in het visuele veld waar onze aandacht op gericht is. Deze aandachtsmodulatie is niet alleen afhankelijk van de spatiele organisatie van de visuele hersengebieden, maar ook van de eigenschappen van de receptieve velden in deze hersengebieden. Visuele aandacht verhoogt activiteit in bepaalde hersengebieden afhankelijk van de spatiele schaal van de geselecteerde informatie. Maar deze link tussen de spatiele schaal waar de aandacht op gericht is en de grootte van receptieve velden is nog niet door onderzoek bevestigd. Het onderzoek in hoofdstuk 4 toont met behulp van functionele MRI aan dat aandacht op grote of kleine objecten in een visuele scène de activiteit in specifieke hersengebieden met overeenkomende grote of kleine receptieve velden verhoogt. Deze resultaten komen overeen met de metingen van de maat van receptieve velden en functionele architectuur van de visuele cortex in apen. Verder bevestigen wij voorspellingen die voortkomen uit selectieve aandachtsmodellen. Aandachtsmodulatie van visuele verwerking is sterk afhankelijk is van de maat van receptieve velden van neuronen in de visuele cortex. We concluderen dat selectieve visuele aandacht de activiteit in die hersengebieden moduleert die neuronen met receptieve veld eigenschappen bezitten die het meeste passend zijn om de taak te doen. Dit draagt bij aan de voorheen beschreven spatueel-specifieke aandachtseffecten and vergroot ons begrip van selectieve visuele aandachtsprocessen.